Bull. Soc. zool. Fr., 1995, 120(1) : 3-20.

Taxinomie

PROPOSITIONS POUR UN RETOUR À LA DÉFINITION ORIGINELLE DE L'HOMOLOGIE, D'APRÈS L'ANALYSE DE LA CHÉTOTAXIE DES COLLEMBOLES

par

Pierre NAYROLLES

Un récent travail taxinomique sur des Collemboles nous a amené à soulever plusieurs problèmes que pose la notion d'homologie. Un point essentiel de notre raisonnement est que la question de la définition de l'homologie ne peut trouver de solution générale, mais doit être en correspondance avec la réalité de la recherche taxinomique : un ornithologue peut donner un sens légèrement différent au mot homologie qu'un collembologiste. Ainsi, l'étude des Collemboles soulève le problème de l'importance de la structure chétotaxique dans l'identification des organes. Cette étape apparaît comme fondamentale et indépendante de la recherche des relations phylogénétiques. Intégrer le concept d'homologie dans cette première étape conduit à revenir à la définition classique de l'homologie, c'est-à-dire à la similarité dans la position relative et les connexions d'un organe vis-à-vis d'autres organes. Un autre problème est celui des organes vertitionnels (probabilistes). Le cas de la probabilité nulle nous amène à proposer d'appliquer le concept d'homologie aux noeuds du réseau chétotaxique.

Proposals for a return to the original definition of homology through the chaetotaxic analysis of Collembola

A taxonomic study on the Collembola raises several problems on the topic of homology. In one basic point of our argument, we claim that the question on the definition of homology cannot be resolved in a general way, but needs to be in accordance with the facts resulting from the taxonomic research. It is then possible that an ornithologist would give a slightly different meaning to the word homology than would a collembologist. For instance, the study on Collembola raises the problem of significance of chaetotaxic structures for distinguishing organs. This step seems to be fundamental as well as distinct from research in

phylogenetics. Incorporating the concept of homology into this first step involves a return to the classical definition of homology which is the similarity of relative position, and connections of one organ in relation to other organs. The case of vertitional (probabilistic) organs raises another problem. After examining the case where the probability is equal to zero, we propose to apply the concept of homology to the nodes of a chaetotaxic network.

Introduction

La systématique dans les groupes des Collemboles et des Acariens s'appuie en grande partie sur l'observation de la répartition des phanères (chétotaxie). Chaque phanère, dont le type le plus général est la soie, correspond à une production tégumentaire à rôle sensoriel, associant deux cellules épidermiques (une cellule trichogène et une cellule tormogène) avec une cellule nerveuse. Alors que dans de nombreux groupes zoologiques le Systématicien utilise en majorité des caractères morphologiques qui correspondent à des variables continues (rapports de mesures), le Collembologiste et l'Acarologue observent généralement des caractères discontinus du type présence/absence. Il convient d'insister sur le fait que ces caractères sont discontinus par nature : par exemple, si l'on observe une patte d'un animal, une soie donnée est ou bien présente ou bien absente.

Il nous est apparu que cette différence dans la nature des caractères a entraîné, selon les groupes étudiés, des approches parfois divergentes dans la façon d'aborder l'étude de l'évolution. En quelque sorte, chaque groupe zoologique influence la façon de penser du Systématicien. Une des conséquences de cela est que certains mots sont employés avec un sens qui diffère légèrement selon l'utilisateur. Il n'est d'ailleurs peut-être pas souhaitable de rejeter, par un trop grand académisme, cette possible fluctuation des sens. En revanche, il est nécessaire d'indiquer précisément quelles significations on donne à ces termes. Nous verrons qu'un tel problème se pose pour le mot homologie.

1. La reconnaissance des caractères, face obscure de la recherche phylétique

Dans un récent ouvrage, P. TASSY (1991) retrace l'histoire des constructions généalogiques. Un des thèmes essentiels de ce livre est la distinction entre une démarche structurale et une démarche mécaniste. Comme le remarque l'auteur, « historiquement, la recherche structurale de la diversité précède celle des processus biologiques qui la produisent. Pour expliquer l'origine des tétrapodes, encore faut-il que le taxon "tétrapode" ait un sens, une existence : qu'il soit un réel produit de l'évolution ». La démarche cladiste qui a pour objet de rendre compte strictement de la généalogie des taxons s'inscrit dans une théorie de la structure, alors que la systématique évolutionniste, qui s'appuie sur des explications mécanistes formulées au sein de la théorie synthétique de l'évolution (néodarwinisme), correspond à une recherche des processus. Aujourd'hui le cladisme a pris, à juste titre, une place essentielle dans les méthodes proposées pour retracer l'histoire généalogique des organismes. La cause principale de la prépondérance du cladisme est liée au fait que ses productions (les cladogrammes) présentent la propriété d'être réfutables. Or selon POPPER (1935), philosophe des

Sciences, seule une théorie engendrant des hypothèses testables est vraiment scientifique. Pour ce qui est de l'étude phylogénétique, cela revient à confirmer ou réfuter un cladogramme sur la base du principe de parcimonie. En outre, la recherche d'une mathématique, ou plutôt d'un langage formel (D'UDEKEM-GEVERS & BARRETO, 1989) tendant à remplacer le discours est aussi un signe probant du caractère réellement scientifique du cladisme (par exemple, la « réfutabilité » des hypothèses et leur expression sous forme mathématique sont les deux aspects les plus symptomatiques du caractère hautement scientifique de la physique).

La théorie cladiste ne fut pas élaborée après la prise en compte d'un fait nouveau, mais tient plutôt d'un effort pour ne considérer que les faits bruts (c'est-à-dire les caractères) avec pour postulat le principe central du darwinisme : la descendance avec transformation. Ainsi la méthode cladiste peut être considérée comme indépendante des caractères observés. Or, les caractères sont loin de recueillir la même attention méthodologique que celle qui fut accordée à leur utilisation. Le côté délaissé, pauvre en support théorique, reste la quête des caractères. C'est bien dans ce domaine que le Systématicien doit porter son effort. L'acception du mot caractère correspond à celle de GOLDMAN (1988) : il s'agit d'une caractéristique observée sur un groupe taxinomique ; une distinction est donc établie entre l'observation proprement dite et sa représentation, sous forme de caractère, pour une analyse phylogénétique. Dans ce travail nous nous limiterons au cas de caractères morphologiques (des caractères biochimiques, éthologiques, etc. peuvent aussi être utilisés dans une analyse cladistique).

On peut remarquer que la connaissance des organes sur lesquels sont basés les caractères est antérieure à la distinction de ces caractères et de leurs états. Par exemple, dans l'étude des Mammifères l'utilisation de la morphologie des os des membres implique que l'on sache déjà distinguer ces os, la distinction de l'humérus étant établie avant même qu'on ait effectué des mesures et choisi un ou plusieurs caractères morphologiques (cela n'exclut évidemment pas l'utilisation de la présence de l'organe comme caractère à un niveau phylogénétique supérieur, par exemple, la présence de l'humérus sert de support à la définition monophylétique du groupe Sarcoptérygiens + Tétrapodes). Dans ce cas, la difficulté ne consiste pas à reconnaître l'humérus, mais à savoir quelles mesures ou quels rapports de mesures fourniront des caractères. A l'opposé, dans l'étude de certains groupes d'Arthropodes, comme les Collemboles ou les Acariens, l'étape délicate de l'étude systématique réside dans la reconnaissance des organes, dans l'établissement des schémas chétotaxiques.

2. La relation d'homologie

NAYROLLES & BETSCH (1993) proposent un début de démarche théorique dans l'étude des schémas chétotaxiques. Dans un premier temps une attitude réductionniste est préconisée. En effet, nous soutenons que l'identification des soies doit être réalisée sur des « unités morphologiques ». Pour définir ce que nous nommons « unité morphologique », considérons d'abord le fait suivant: au sein d'une espèce, le polymorphisme peut avoir plusieurs causes comme des différences entre stades de développement, entre sexes, entre races, etc. Ces différences sont d'ordre collectif puisqu'elles permettent de constituer des groupes d'individus. La variation totale au sein d'une espèce est due aux différences entre ces groupes auxquelles s'ajoute la variation entre individus au

sein de ces groupes. Une unité morphologique correspond à un groupe tel que nous venons de le définir, c'est donc un ensemble d'individus d'une espèce donnée, à un stade donné, pour un sexe donné, etc.

Le premier problème qui se pose est de distinguer les soies idionymiques de celles qui ne le sont pas ; un organe idionymique étant « un organe susceptible d'être distingué de tous ses homéotypes et reconnu sur des individus différents, de telle sorte qu'il puisse recevoir un nom, ou une notation, qui n'appartienne qu'à lui » (GRANDJEAN, 1949). L'idionymie est une propriété qui doit être recherchée au niveau de l'unité morphologique. Dans ce travail, nous laisserons de côté le problème des soies non idionymiques qui, sur le plan théorique, soulève d'intéressantes mais difficiles questions qui demeurent encore très peu étudiées.

Une fois qu'ont été distinguées les soies idionymiques sur les différentes unités morphologiques, l'étape suivante consiste à mettre en correspondance les soies de ces unités morphologiques. Dans cette opération, deux soies prises sur deux unités morphologiques et mises en relation (par l'étude des connexions) sont dites homologues : nous parlerons de relation d'homologie (fig. 1). Les homologies ayant été établies, chaque soie pourra recevoir une notation, un symbole propre, qui la désignera pour l'ensemble du groupe taxinomique considéré. Il faut noter que bien souvent les phanères présentent un ordre dans leur répartition, ce qui aide grandement le taxinomiste dans la recherche des homologies. C'est par exemple le cas sur le tibiotarse des Collemboles Symphypléones, où nous avons pu mettre en évidence (NAYROLLES, 1988) une structure longitudinale formée de rangées de soies (nommées génératrices) et une structure transversale constituée de verticilles successifs.

Le sens que nous donnons au terme homologie est donc très voisin de son acception classique en anatomie comparée. Remarquons d'ailleurs que cette signification correspond à la définition première de ce mot, celle qui fut donnée par OWEN (1848). WILEY a discuté du sens du terme homologie ; il indique : « OWEN (1848) felt the need to have a set of terms for comparing different parts of the anatomy in different groups of animals. One term would indicate valid comparisons of identity between structures while the other term would indicate invalid comparisons of identity between structures. OWEN coined the word "homologue" for the same parts of two different organisms regardless of particular differences in form or function. A homology was correspondence of a part of organ of one species with a part of organ of another species as evidenced by relative position and connection with other parts of body [...]. In contrast to "homologue", OWEN (1848) used the existing term "analogue" to denote different parts of organs in different organisms which perfom the same function [...]. OWEN coined "homologue" to serve the needs of comparative anatomy, it had no evolutionary connotation. » (WILEY, 1981 : 120).

Dans la définition première du mot homologie l'aspect structural est donc essentiel : l'arrangement des organes (leurs connexions) permet d'établir des homologies. Ainsi, quelle que soit sa forme ou sa fonction (adaptation à la marche, au vol, au fouissage, etc.), l'os du stylopode antérieur des Tétrapodes est homologue entre les espèces de ce groupe, parce qu'il existe une certaine constance dans l'organisation des os du membre antérieur des Tétrapodes ; aussi cet os peut-il recevoir un nom : l'humérus. Bien évidemment, c'est parce que l'ancêtre du groupe monophylétique constitué

Définition de l'homologie

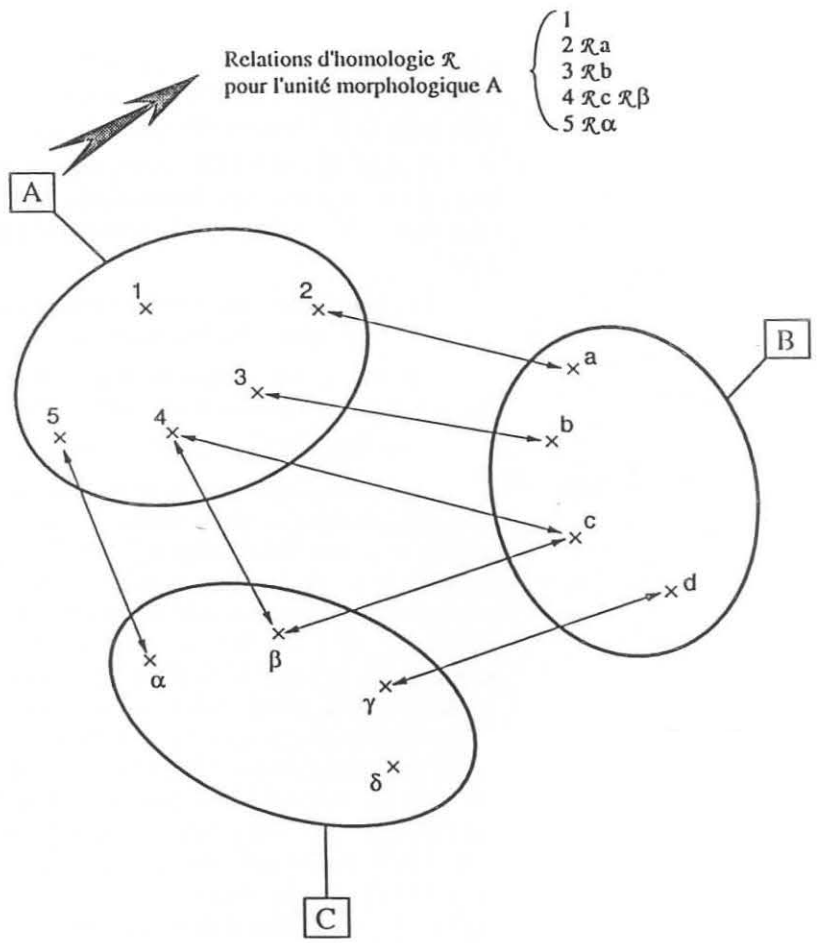


Figure 1

Relation d'homologie ℛentre les soies idionymiques de 3 unités morphologiques A, B et C. Les soies sont considérées comme les éléments d'un ensemble chétotaxique, chaque unité morphologique correspond à une espèce donnée, à un stade donné, pour un sexe donné; la relation d'homologie ℛest donc applicable autant dans des comparaisons interspécifiques qu'intraspécifiques. Les soies de l'unité morphologique A sont désignées par les nombres 1, 2, 3, 4, 5, celles de B par a, b, c, d et celles de C par α, β, γ, δ. Les doubles flèches indiquent les relations d'homologie. Pour A nous avons indiqué le spectre des relations d'homologie.

des Tétrapodes et des Sarcoptérygiens a acquis un humérus que, hormis les cas de disparition, les Tétrapodes ont un humérus. Ainsi, dans une optique évolutionniste est homologue ce qui est dû à la descendance.

Deux étapes, correspondant à la fois à deux périodes historiques et à deux phases de l'ontologie de la recherche du taxinomiste, peuvent donc être distinguées. Une première correspond à la définition originelle de l'homologie, ce que DE PINNA (1991)

nomme « homologie primaire », qui est la similitude identifiée *a priori*. Une deuxième étape, « l'homologie secondaire », consiste à filtrer les observations relevant de l'homologie primaire à la lumière des synapomorphies*.

D'UDEKEM-GEVERS (1990) indique que dans la définition cladiste le mot homologie est antinomique d'homoplasie, l'homoplasie correspondant à la réunion des phénomènes de parallélisme, de convergence et de réversion, ces termes étant définis ainsi :

– « parallélisme : phénomène par lequel un état dérivé donné est atteint plusieurs fois à partir d'un même état d'origine » ;

– « convergence : phénomène par lequel un état donné d'un caractère peut être obtenu par la transformation d'un autre caractère » ;

– « réversion : passage d'un état dérivé à un primitif pour un caractère ».

Une certaine réduction du sens du terme homologie peut être rattachée au développement de l'école cladiste. Ainsi, PATTERSON (1982), et d'autres auteurs avant lui (voir la remarque de DE PINNA, 1991 : 370) a proposé de restreindre la définition de l'homologie à celle de synapomorphie. En ce qui nous concerne, nous n'emploierons pas le mot homologie dans ce sens là. En effet, nous proposons d'utiliser le mot homologie selon l'acception de « homologie primaire » de DE PINNA (qu'on peut rattacher à la notion de « paralogy » de HUNTER, 1964, notion reprise par INGLIS, 1966 et KAPLAN, 1984, et détourné de son sens par FITCH, 1970, à ce sujet, voir DE PINNA, 1991 : 389), le mot synapomorphie étant réservé aux homologies qui ont passé avec succès le test de congruence (PATTERSON, 1982). Ainsi le parallélisme et la réversion n'entrent pas en conflit avec notre définition de l'homologie, puisque dans l'étape de reconnaissance des homologies (au sens d'homologie primaire) on n'a pas encore décidé de la connaissance phylétique des caractères. Un exemple choisi dans le groupe des Collemboles Symphypléones illustrera notre attitude. En revanche, la convergence est exclue de notre définition de l'homologie car cette relation met en jeu plusieurs caractères. Considérons une soie A, plésiomorphe dans sa présence et disparaissant de façon indépendante dans deux taxons ; il s'agit d'un parallélisme et non d'une convergence, car nous sommes en présence d'un caractère unique qu'on peut nommer « existence de A » avec deux états « présence de A » et « absence de A ». Le phénomène de convergence intéresse plutôt la morphologie des organes. Par exemple, la réduction et l'allongement des pièces buccales s'observent dans plusieurs lignées indépendantes de Collemboles (Neanuridae, Odontellidae, et deux genres de Symphypléones). Cependant, une analyse morphologique fine des pièces buccales permet de voir que la réduction ne présente pas les mêmes caractéristiques dans ces évolutions indépendantes : cette réduction ne correspond pas à un seul caractère mais à plusieurs. La relation de convergence échoue aux « congruence test » et « similarity test » de PATTERSON (1982).

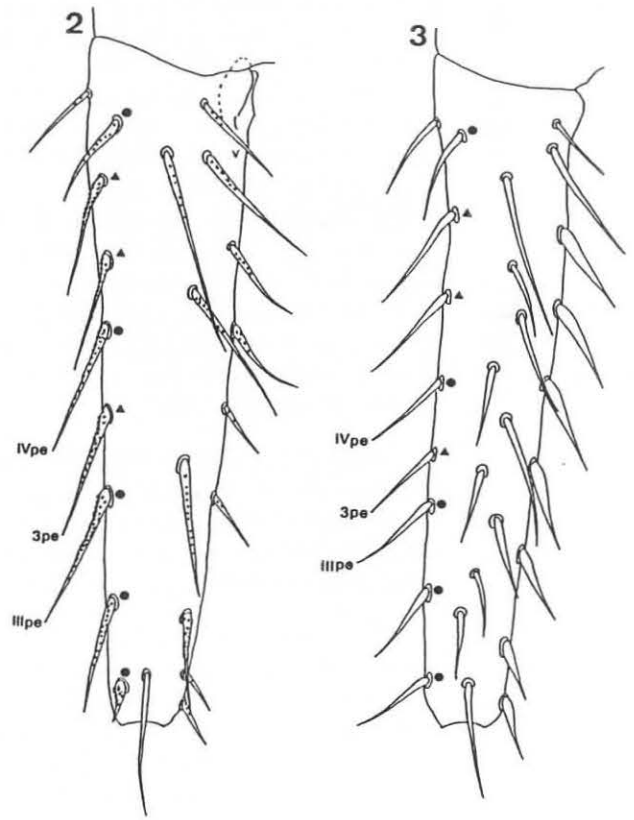
Ce retour au sens originel du terme homologie s'appuie sur deux considérations. Premièrement, l'importance de la structure (des connexions) dans l'étude de la chéto-

---

* Le concept de synapomorphie, comme pourrait le laisser croire son étymologie, ne doit pas être entendu comme uniquement le partage d'un trait évolué par deux taxons. Il est clair que dans l'idée de HENNIG (1966), ce partage est imputable à une ascendance commune (voir aussi PATTERSON, 1982 : 30).

taxie revêt un aspect fondamental, et, nous le verrons, complique la simple distinction homologie primaire–homologie secondaire. Deuxièmement, les soies peuvent être considérées comme des organes probabilistes, ce qui conduit à poser le problème de la distinction entre organe et caractère (ce sujet est développé dans la troisième partie).

La chétotaxie de la dens des Collemboles Symphypléones (NAYROLLES, 1990) est organisée selon une structure longitudinale (génératrices) et selon une structure transversale constituée de verticilles plus ou moins complets. Parfois, une ou plusieurs soies sont présentes entre deux verticilles. Les soies des verticilles sont numérotées en chiffres romains, celles des interverticilles en chiffres arabes. Chez les espèces de Dicyrtomidae que nous avons examinées, apparaît au cours du développement une soie sur la génératrice postéro-externe entre les verticilles III et IV, elle est écrite 3pe (fig. 2). Une soie au même emplacement se retrouve chez *Caprainea* (fig. 3), genre appartenant à la famille des Sminthuridae (deux espèces sur trois composant ce genre ont été observées).



Figures 2-3

Chétotaxie de la face postérieure de la dens gauche. Les soies appartenant à la génératrice postéro-externe sont indiquées par un rond pour les soies primaires, par un triangle pour les soies secondaires; les soies IIIpe, 3pe et IVpe sont notées.
Fig. 2: *Dicyrtomina ornata* (Nicolet, 1842).
Fig. 3: *Caprainea bremondi* (Delamare & Bassot, 1957).

La présence de cette soie est une apomorphie; son existence chez les Dicyrtomidae et chez *Caprainea* est due à un parallélisme (et non pas à une convergence au sens D'UDEKEM-GEVERS). Cette soie prend une place bien précise par rapport aux autres. Son emplacement est identique dans les deux taxons, bien qu'elle soit apparue indépendamment. Cette soie est finalement identifiée comme homologue entre les deux taxons (Dicyrtomidae et *Caprainea*), non pas en se référant à son histoire phylétique, mais en faisant appel à sa disposition dans une structure chétotaxique. Ainsi, le critère d'homologie est ici considéré comme un critère d'identité vis-à-vis des connexions.

Le sens que nous donnons à l'homologie correspond donc au critère de similitude de PATTERSON (1982). Cependant, nous pensons que le terme de similitude employé seul (et non pas dans l'expression « similarity test » de PATTERSON) est un terme trop faible pour indiquer l'identité dans les connexions au niveau des patterns chétotaxiques d'une soie observée chez plusieurs taxons. A ce propos, on peut regretter que le terme de « paralogy », créé par HUNTER (1964), n'ait pas été conservé par les auteurs dans son sens originel (FITCH, 1970 ayant attribué un autre sens à ce mot). D'ailleurs P. TASSY dans une communication personnelle indique que « nombre de morphologistes pensent toujours – de prime abord – à l'homologie en terme de caractères similaires ». Ainsi, lorsque BETSCH & WALLER (1989) ou BETSCH, THIBAUD & NAJT (1990) parlent de « la recherche des homologies », c'est bien dans le sens structural et non phylétique qu'ils l'entendent, le cladogramme et le passage par le test des congruences ayant lieu dans une étape ultérieure. KAPLAN exprime la même idée concernant la recherche des relations phylétiques entre les plantes; son raisonnement tire aussi sa substance de la pratique : « the practicing morphologist must use a homology concept that simply refers to the homology of organization *before* [en italique dans le texte] attempting to discriminate the phylogenetic significance of the correspondances » (KAPLAN, 1984 : 53)

En ce qui concerne la chétotaxie, nous considérerons donc qu'un phanère A appartenant au taxon X est homologue d'un phanère B appartenant au taxon Y, si A et B sont des phanères de même nature et semblablement localisés par rapport aux autres phanères. Ce choix dans la nature de l'identité se traduit par une désignation identique: une soie de même symbole est reconnue comme homologue dans tous les taxons du groupe.

Notre conception implique donc un retour au sens ancien du terme homologie. Paradoxalement, nous pouvons trouver dans la logique du discours d'un cladiste comme P. TASSY des éléments pour justifier notre démarche. Nous avons déjà indiqué que, dans la problématique phylogénétique, TASSY distingue une « théorie de la structure » d'une « théorie des processus », et cet auteur de remarquer que les explications sur les processus « n'opèrent de façon efficace que si la théorie de la structure a apporté au préalable des résultats. » De façon pratique, cela consiste à préconiser une démarche en deux temps : d'abord l'analyse de la matrice des caractères (structure) en dehors de tout préjugé évolutionniste, ensuite le commentaire du résultat précédent (le cladogramme) en cherchant les processus évolutifs qui ont amené à de telles relations phylétiques. Ainsi, un cladogramme peut être à l'origine de plusieurs scénarios évolutifs. L'aspect « théorie de la structure » doit donc précéder l'aspect « théorie des processus » : « pattern reconstruction has logical precedence over process explanations » (RIEPPEL, 1992 : 708).

Définition de l'homologie

En ce qui concerne notre discussion, il est évident que l'aspect « recherche des homologies des phanères » (c'est-à-dire l'étude des patterns chétotaxiques) précède l'utilisation du revêtement pour une analyse cladistique. Au début, nous ne savons pas si la soie A observée et reconnue comme homologue (par rapport à la structure chétotaxique) chez deux taxons X et Y correspond ou non à une origine commune. C'est l'analyse cladistique qui nous fournit la réponse, réponse qu'on pourrait nommer cause phylogénétique de l'existence de A chez X et de A chez Y. Ainsi, la recherche des homologies de phanères (dans le sens que nous donnons au mot homologie), qui précède l'utilisation de la chétotaxie pour des constructions phylétiques, se retrouve dans la même situation que l'analyse cladistique vis-à-vis de la théorie des processus évolutifs. C'est pour cela qu'il nous paraît justifié, dans le cadre de l'étude de la chétotaxie, de limiter, dans un premier temps de la recherche, l'homologie à un critère d'identification strictement structural (en tenant compte de l'ontogenèse), hors de toutes considérations phylétiques.

Ainsi, la « recherche des homologies », au sens où BETSCH & WALLER (1989) et nous-même l'entendons, précède « la recherche des synapomorphies ». Cette deuxième étape permet la constitution de groupes monophylétiques, puisque nous savons depuis le travail de HENNIG (1966) que seules les synapomorphies caractérisent les groupes monophylétiques.

Dans la « recherche des homologies » en chétotaxie, une comparaison est réalisée d'organe à organe. Lorsque les soies sont idionymiques et qu'elles présentent une structure dans leur répartition, un schéma chétotaxique peut être établi, les différences entre stades et entre espèces sont alors circonscrites dans le cadre de ce schéma. Par exemple, la nomenclature des phanères que nous avons proposée pour le tibiotarse, non seulement fut nécessaire et suffisante pour décrire le revêtement tibiotarsal des espèces observées au moment de cette étude (NAYROLLES, 1988), mais de plus, elle a permis depuis de nommer des phanères qui n'avaient pas été observés initialement. Ainsi, un schéma chétotaxique, de façon un peu similaire au tableau périodique des éléments de MENDELEÏEV, présente un ensemble des possibles.

L'élaboration d'un schéma chétotaxique se réalise sur un groupe zoologique précis. Par exemple, la structure chétotaxique tibiotarsale des Collemboles Symphypléones (NAYROLLES, 1988) est différente de celle des Collemboles Poduromorphes et Isotomides (DEHARVENG, 1983) ; il n'est pas impossible que de futures recherches sur d'autres groupes de Collemboles puissent conduire à la réalisation d'un schéma général. Dans le cas de la chétotaxie furcale, cependant, il n'existe pas de schéma chétotaxique général couvrant les divers groupes de Collemboles, et cela n'est pas dû à notre méconnaissance, mais résulte d'une trop grande dissemblance entre ce qu'on observe dans chaque groupe*. Nous pouvons alors remarquer qu'un schéma chétotaxique peut être considéré, en lui-même, comme un caractère. Aussi, entre-t-il une considération phylétique dans la constitution d'un schéma chétotaxique, dans la prise de conscience que le schéma proposé est distinct de celui des autres groupes et que, conséquemment, il participe à l'hypothèse de monophylie du groupe étudié. De ce fait, la distinction homologie primaire-homologie secondaire n'est pas absolument tranchée, puisque la constitution de

* La théorie des catastrophes et les phénomènes d'évolutions chaotiques constituent un paradigme séduisant pour expliquer les changements radicaux de structure chétotaxique qu'on observe entre phyllums, ou même entre stades de développement (cas des Insectes holométaboles).

schémas chétotaxiques, lors de ce que BETSCH & WALLER (1989) nomment la « recherche des homologies », est concomitante d'une idée phylétique. Ainsi, il y aurait lieu de distinguer deux niveaux d'homologie, un pour les comparaisons entre structures chétotaxiques, l'autre pour les comparaisons entre les soies constitutives de ces structures.

3. Le paradoxe de la vertition

Dans ce paragraphe nous traiterons du problème que posent les absences d'organes en taxinomie. Notre raisonnement se fonde en grande partie sur la notion d'organe probabiliste. Nous avons jugé utile de commencer par un exposé assez circonstancié sur ce concept.

Au cours de l'étude de la chétotaxie, GRANDJEAN (1939) sur le groupe des Acariens puis nous-même sur celui des Collemboles Symphypléones (NAYROLLES, 1991) avons constaté qu'il existe souvent une proportion importante d'exemplaires dissymétriques pour un organe pair variable. GRANDJEAN expliqua cette observation en considérant que la distribution des fréquences absence/présence, au sein de la population étudiée, se rapproche d'une loi binomiale. Ce phénomène a été nommé asymétrie par GRANDJEAN (1939 : 864) : « J'appelle dissymétrie [...] l'existence d'un organe d'un côté du corps et son absence de l'autre côté. L'asymétrie est la répartition au hasard entre la droite et la gauche. Elle entraîne l'existence d'individus symétriques et d'autres dissymétriques. » La fluctuation asymétrique d'un organe est nommée vertition par GRANDJEAN (1952). Cet auteur a montré (GRANDJEAN, 1948) que dans le cas d'une vertition, l'organe n'est pas héréditaire, c'est sa probabilité d'existence à un niveau de l'ontogenèse qui est transmise. En ce sens, on peut parler d'organe probabiliste : ce point est fondamental. La démonstration de GRANDJEAN est basée sur l'élevage d'un Acarien Oribate parthénogénétique thélytoque, *Platynothrus peltifer* (Koch). Une femelle de cette espèce mise en élevage donne naissance à de nouvelles femelles qui n'ont pas tout à fait la même chétotaxie que leur mère ; la chétotaxie entre ces individus diffère aussi. De plus, les soies variables ont, selon la définition de GRANDJEAN, une distribution asymétrique. TABERLY (1958) a montré que la cytologie de la parthénogenèse de *P. peltifer* présentait une réduction chromatique suivie d'un rétablissement du nombre diploïde de chromosomes par rapprochement des lots anaphasiques de la deuxième division de maturation. En conséquence, une femelle de *P. peltifer* peut avoir une descendance génétiquement non homogène (cas où la fondatrice présente un ou plusieurs gènes avec des allèles différents). Cela pourrait expliquer les différences observées entre la chétotaxie de la fondatrice et de sa descendance. Cependant, on peut penser qu'une femelle choisie au hasard présente toutes les chances d'avoir ses deux lots de chromosomes identiques, en outre, les individus de deuxième génération montrent encore des différences de chétotaxie avec leur mère et entre eux (GRANDJEAN, 1971, 1972, 1973). Ainsi, une soie idionymique peut être considérée comme un organe probabiliste dont la propension à exister est intrinsèque à l'individu ; cette situation est donc bien différente d'un cas de polymorphisme classique où un gène existe dans une population sous forme de deux allèles. La présence *versus* l'absence correspond à deux états exclusifs au niveau de l'observation d'un individu (et même d'une moitié d'individu dans le cas d'un organe pair) ; en revanche, si on se place au niveau de l'observation d'une population, ou si on envisage la probabilité de présence de l'organe intrinsèque à l'individu (qu'on peut

connaître par des élevages de lignées pures), alors le caractère ne peut plus être considéré comme binaire, mais comme continu dans l'intervalle [0-1].

Des discussions que nous avons pu avoir avec certains collègues, il ressort que peu de biologistes sont familiers de l'idée de vertition, notamment parce qu'on a du mal à imaginer quel peut être le support biologique d'un tel phénomène. Nous croyons donc utile de faire quelques remarques à ce sujet.

Il est tentant de chercher un rapport entre la vertition et les phénomènes d'induction et de communication intercellulaire. WIGGLESWORTH (1940) fut le premier à montrer que durant la croissance de *Rhodnius prolixus* les nouvelles soies apparaissent lorsque le nombre de cellules entre soies excède une certaine limite, de sorte que les soies demeurent à peu près régulièrement espacées tout au long de la croissance de l'animal (ces soies ne sont pas idionymiques). STERN (1954) a montré que les macrochètes thoraciques de *Drosophila melanogaster* (qui sont idionymiques) sont distribués selon un schéma prédéterminé et que si le précurseur d'une soie n'est pas présent, une cellule voisine peut devenir compétente pour former la soie. Pour cette démonstration, l'auteur utilisait des individus gynandromorphes permettant d'obtenir des mosaïques cellulaires pour le gène « achaete ». Les individus sauvages (non-achaete) ont 11 soies de chaque côté du thorax, les individus mutés (achaete) ont trois soies, parmi ces 11, susceptibles d'être absentes : « in completely achaetae flies all three bristles, together with their socket and nerve cells, may be present, or from one to three may be absent » (STERN, 1954: 235, voir aussi *ibid.* fig. 18). Tous les individus achaete ne présentent donc pas le même pattern chétotaxique. Ainsi, au niveau de la formation de la soie, un élément stochastique interviendrait. Sur le basitarse mésothoracique de la Drosophile, HELD (1990) a étudié, soie par soie, les fréquences de deux catégories de phanères idionymiques pour différentes mutations. Les mouches sauvages ainsi que les mouches mutées présentent des phanères idionymiques variables. Il est remarquable que les différentes mutations affectent les probabilités de présence de ces phanères. En outre, certaines mutations font apparaître de façon variable deux, plus rarement trois soies, au lieu d'une. La duplication ou la triplication de soies a lieu le long du basitarse, et sur une même rangée les soies sont assez éloignées les unes des autres. Le travail de HELD est très intéressant car il montre que les soies idionymiques du basitarse présentent une probabilité d'existence pouvant varier selon le génotype et que des soies absentes chez la souche sauvage sont susceptibles d'apparaître chez certaines souches mutées.

Chez l'embryon d'insecte, la neurogenèse du système nerveux central (cerveau et chaîne nerveuse ventrale) commence par la séparation, dans la région ventrale de l'ectoderme (nommée neurectoderme), de neuroblastes (précurseurs de cellules nerveuses) et d'épidermoblastes (précurseurs des cellules épidermiques ventrales). Chez la Drosophile (CAMPOS-ORTEGA, 1988) et chez le criquet *Schistocerca americana* (DOE & GOODMAN, 1985), chaque cellule du neurectoderme a la potentialité de se différencier en neuroblaste, une compétition entre cellules s'établit et la cellule qui commence d'évoluer en neuroblaste inhibe le développement en neuroblaste des cellules voisines (inhibition latérale). Les mêmes phénomènes concernent le système nerveux périphérique. D'après SIMPSON (1990), la chétotaxie thoracique de la Drosophile adulte s'établit à partir de la distribution spatiale de petits paquets de cellules (nommés « proneural clusters ») dans lesquels une seule cellule se différencie en initiale de la soie. Des

gènes gouvernent la mise en place des « proneural clusters » et la différenciation de la cellule initiale de la soie. Ce second processus met en jeu une compétition intercellulaire et une inhibition latérale. Un modèle cybernétique a été proposé par HEITZLER & SIMPSON (1991) qui explique qu'une fluctuation aléatoire dans la physiologie des cellules du « proneural cluster » (fluctuation aléatoire des produits des gènes impliqués dans l'inhibition latérale) entraîne la différenciation d'une cellule en initiale de la soie. Un tel modèle est conforme à la théorie des catastrophes, il pourrait aussi s'appliquer (au moins en partie) à la première étape de l'organogenèse du système nerveux périphérique qui correspond à la ségrégation des « proneural clusters » (voir GHYSEN & DAMBLY-CHAUDIERE, 1989, fig. 2). Ce modèle catastrophiste semble convenir comme explication du phénomène de la vertition. En outre, un tel phénomène ne serait pas limité à la différenciation du revêtement des Arthropodes. Par exemple, HEITZLER & SIMPSON (1991) rapportent que des cas similaires ont été étudiés chez *Anabaena* (Cyanophycée) et *Caenorhabditis elegans* (Nématode). La mutation microphtalmique aléatoire de l'Axolotl (SIGNORET & LEFRESNE, 1969) relève probablement d'un mécanisme similaire. Il s'agit d'un allèle récessif se manifestant par une microphtalmie touchant indépendamment l'œil droit ou l'œil gauche, selon un modèle de distribution de fréquences binomial. Ce cas de vertition est, à notre connaissance, le seul recensé chez les Vertébrés.

PATTERSON (1982, 1988) a discuté du problème posé par la présence/absence d'un organe. Il nomme « complement » une relation qui passe avec succès le « congruence test » (synapomorphie de la structure supposée homologue) et le « conjunction test » (deux structures supposées homologues ne peuvent pas se rencontrer chez le même organisme), mais qui échoue au « similarity test ». La perte d'un organe correspond à une relation de type « complement ». PATTERSON (1988, tableau 4, p. 613) donne comme exemple la présence du cristallin chez les Vertébrés et son absence (apomorphie) dans le groupe des Myxinoidea. PATTERSON a donc considéré deux états exclusifs qui sont la présence/absence d'un organe, mais il n'a pas envisagé le cas de la variabilité d'un organe vertitionnel. Nous allons maintenant étudier deux problèmes posés par les articles de PATTERSON (1982, 1988). Le premier est celui des séries de transformation de caractères, le deuxième concerne le phénomène de la vertition.

Rappelons que le mot caractère est utilisé en cladistique dans le sens de variable. Une variable fournit une représentation d'une caractéristique des espèces ou des stades de développement des espèces. Une distinction a souvent été faite entre caractère et état d'un caractère ; cette distinction a été plusieurs fois critiquée : « the word "character" is synonymous with what many workers term "character state" » (WILEY, 1981 : 9). A ce sujet PATTERSON (1988 : 604) écrit : « One problem needs brief preliminary discussion, the question of "character" and "character state". Many systematists find it necessary or useful to distinguish these two concepts in discussing homologous features ; for example, in mammals the character "cochlea" may have the states "curved" (monotremes) or "spiral" (therians), [...] I find this distinction neither necessary nor useful. The essence of systematics is hierarchy, and in a hierarchic framework homologous "characters" and their "states" each represent characters – but at more and less inclusive levels, just as "spiral cochlea" delimits a subset of the group of organisms having "cochlea" ». Tout en soulignant l'intérêt de l'idée de hiérarchie des caractères (comme le montre l'exemple de la cochlée des Mammifères, le test de congruence est réalisé au

niveau de synapomorphie des caractères), il convient de remarquer que, dans le cas de séries de transformations de caractères indépendants, la séparation entre caractères et états de caractère est intéressante. Comme le remarque DE PINNA, cette conception présente des rapports avec l'idée de « conjunction test » de PATTERSON : « The logic underlying the conjunction test goes back to some fundamental issues in phylogenetic analysis, related to recognition of putative independence among sources of evidence. The decision whether any two or more attributes comprise a single transformation series or two or more independent series is one of the most basic, albeit still confusing, issues in systematics [...]. From that perspective, the distinction between "character" and "character state", frequently (and reasonably, in the usual context) downplayed in the literature [...], becomes surprisingly relevant. Character states are attributes that can be proposed as transformations one of another (i.e. as a series of transformations) ; characters, on the other hand, are putatively independent from one another. If the distinction between character and character state is not made, then theoretically any individual attribute (i.e. any character state) could be transformed into any other, through any number of intermediate steps. Perhaps this point of view permits a more concise way of assessing the fundamental reasoning behind the conjunction argument : if any two attributes are found in the same organism, they cannot be part of a single transformation series. » (DE PINNA, 1991 : 380). En ce qui concerne l'analyse chétotaxique et en se limitant aux soies idionymiques, un caractère correspond à une soie et les états d'un tel caractère peuvent être les probabilités de présence de la soie ou ses différentes morphologies. Dans le raisonnement qui suit, nous ne considérerons pas le problème de la morphologie des soies ; seule la propriété de présence/absence retiendra notre attention.

PATTERSON (1982) distingue la « taxic homology » de la « transformational homology ». Le premier type correspond à l'existence de l'état supposé évolué d'un caractère au sein d'un groupe taxinomique, ce qui permet de considérer le groupe en question comme monophylétique (l'homologie est dans ce cas synonyme de synapomorphie). La « transformational homology » correspond à la transformation d'un organe au cours de l'évolution : par exemple chez les Vertébrés Gnathostomes l'os hyomandibulaire a acquis une morphologie et une fonction particulière chez les Mammifères (c'est l'étrier). L'homologie au sens large, tel que ce mot est employé en anatomie comparée, correspond à la réunion de sens des expressions « taxic homology » et « transformational homology ». Le problème que nous allons maintenant poser met en jeu la « transformational homology ».

Considérons l'évolution vertitionnelle d'un phanère A. Dans ce cas, la notion de caractère est rattachée à A (ou plus exactement, comme nous le verrons, à l'emplacement occupé par le phanère A dans la structure chétotaxique) et les états de ce caractère correspondent à la probabilité de présence de A (nous n'envisagerons pas ici le problème pratique du découpage des classes de fréquences). Ainsi, dans le cas où A est variable, on ne considérera pas que l'état du caractère est polymorphe (car la probabilité d'existence de l'organe est une propriété de l'individu), mais qu'il existe sous une seule forme qui est la probabilité de présence de A.

Soit A présent avec une probabilité de présence de 1 chez le taxon W, le même phanère A présent avec une probabilité de présence de 0,5 chez le taxon X. A de W est homologue de A de X, nous pouvons donc dire que l'état « présence de A » chez W et

l'état « variabilité de A » chez X sont homologues. Nous observons maintenant un autre taxon, Y, avec une probabilité de présence voisine de 0, A est toujours homologue entre W, X et Y. Considérons alors que la probabilité de présence diminue jusqu'à la valeur nulle chez le taxon Z. Le continuum des états de présence entre 0 (absence constante) et 1 (présence constante), rendu possible dans le cas d'un organe vertitionnel, conduit donc au paradoxe suivant: l'organe A et le « non-organe A » apparaissent comme homologues.

Ce paradoxe peut être levé en remarquant qu'il est ici préférable d'associer la notion d'homologie avec la comparaison d'organes, en tant que marqueurs sur le tégument de la structure chétotaxique, et non avec les états d'un caractère, or la présence ou l'absence de A sont deux états d'un même caractère. Si nous considérons le déroulement d'une recherche phylétique basée sur de tels caractères, nous pouvons dire qu'il n'y a pas lieu de s'étonner que la reconnaissance des homologies (au sens où nous employons ce mot) porte sur des organes, car dans cette étape les caractères utilisés pour une future analyse cladistique ne sont pas encore constitués. Plus précisément, la « recherche des homologies » en chétotaxie permet d'établir un réseau (par exemple le réseau génératrices/verticilles), dont les nœuds ont la potentialité de porter des soies. Bien évidemment, c'est parce qu'on voit des soies dans ces emplacements qu'on peut dessiner un schéma chétotaxique, mais, celui-ci établi, l'homologie porte finalement sur les nœuds du réseau. Les soies sont donc les indicatrices de l'homologie, elles n'en sont pas l'essence. Les objets qui ressortent à l'homologie sont les nœuds de la structure chétotaxique; ils ont la potentialité de porter un phanère. Nous pouvons alors nous demander si ici ne pointe pas l'idée de « pre-pattern » défendue par STERN (1954 : 245) : « The complexities of any organism must imply an inexhaustible array of pre-patterns, a few of which are realized in accomplished differentiations and most of which are waiting for the response of genes not yet arisen in a specific organism. » Au-delà d'une « belle vision » idéaliste et vitaliste contenue dans cette phrase, il faut y voir la notion de potentialité de réalisation dans une structure. Ainsi, comme nous l'avons déjà indiqué, la nomenclature des phanères que nous avons proposée pour le tibiotarse (et qui découle directement de la structure chétotaxique) permit de nommer des phanères qui n'avaient pas été observés initialement, et jamais ne fut rencontrée une soie qui n'entrât pas dans la structure proposée.

Face au discours que nous venons de tenir, une question s'impose : existe-t-il une conciliation possible entre notre raisonnement et l'affirmation de NELSON (1978 : 340) : « the absence of a character is not a character ? » Oui et non... Oui, si on considère que le caractère est l'organe – le phanère – en lui même, car alors, considérer comme identique la présence ou l'absence de l'organe est tout simplement faux du point de vue de l'observation. Non, si comme nous l'avons indiqué, on considère que le caractère est l'entité « région tégumentaire apte à produire une soie » existant sous différents états pouvant varier de la présence constante à l'absence constante. Nous pensons donc qu'il existe sur ce point une certaine « rupture épistémologique » avec les conceptions antérieures. Ainsi, à cause de l'antécédence de la structure chétotaxique, notre conception ne s'accorde pas avec celle de DE PINNA (1991 : 387) lorsqu'il écrit : « absences [...] are totally derived from the observed presences, and do not constitute objects of primary homology propositions ».

Conclusion

Parmi les plus récents articles traitant du concept d'homologie, nous pouvons citer ceux de ROTH (1988, 1991), dont une conclusion rejoint l'une des nôtres, à savoir, le rejet de restreindre le sens d'homologie à celui de synapomorphie, proposé par PATTERSON (1982). Cependant, la démarche de ROTH est bien éloignée de la nôtre. En effet, cet auteur appuie son raisonnement sur des exemples traitant de processus ontophylogénétiques, alors que l'exposé que nous venons de donner s'inscrit dans une pensée structurale. En fait, ces deux approches correspondent à deux courants de pensée distincts: le discours de ROTH est évolutionniste, alors que notre raisonnement s'inspire nettement de la cladistique. Il est d'ailleurs bon que la pensée scientifique ne soit pas monolithique, les courants d'opinions, tout en s'opposant, s'enrichissent mutuellement.

Ainsi, au point de vue de l'identité et de la relation d'homologie, les petits organes tégumentaires présentent des caractéristiques bien différentes des grands organes aux morphologies complexes qui ont toujours eu la faveur des taxinomistes. En particulier leur repérage et leur identification sont fortement liés à l'existence d'une structure topographique de leur répartition. Chaque soie sert de repère pour les autres ; le tout constitue un système de référence. L'identité d'une soie (et par là même son nom) s'inscrit dans ce système ; et deux soies idionymiques reconnues identiques par leur connexion sont qualifiées d'homologues.

Nous avons insisté sur la structure de la chétotaxie, mais nous devons aussi ajouter que la prise en compte de l'ontogenèse, notamment à travers le stade d'apparition des phanères, est un élément important pour établir les homologies et construire des schémas chétotaxiques.

D'un point de vue épistémologique, notre opinion est qu'une distinction doit être établie entre les trois étapes successives suivantes :

1) la reconnaissance des schémas chétotaxiques à partir d'unités morphologiques ;

2) l'utilisation de la chétotaxie en analyse cladistique, qui conduit à la réalisation d'un cladogramme ;

3) le commentaire du cladogramme à partir de diverses hypothèses sur les mécanismes évolutifs.

Il est important de reconnaître une certaine indépendance entre ces trois étapes. La logique interne à chacun de ces champs d'investigation conduit à récuser l'emploi d'hypothèses extérieures à chacun des domaines. La distinction de ces trois étapes nous amène donc à ne pas donner de sens phylétique au mot homologie, qui doit être réservé à l'identification des phanères dans la recherche des schémas chétotaxiques. En outre, ce terme sera destiné à la comparaison des nœuds de la structure chétotaxique – emplacements aptes à porter un phanère – et non pas à la comparaison des états d'un caractère qui relève de l'analyse cladistique. A ce propos, on remarquera qu'il est nécessaire d'établir une distinction entre organe (c'est-à-dire en chétotaxie, un phanère), nœud de la structure apte à produire l'organe, caractère et état d'un caractère. Un caractère étant un des nœuds de la structure dont la production, la soie, est variable entre espèces ; en effet une soie constante au sein d'un groupe n'a aucun intérêt informatif d'un point de vue

phylogénétique et n'a pas à être considérée. Enfin, les états du caractère sont les différentes probabilités de présence observées pour ce caractère (on peut aussi considérer la morphologie d'un phanère).

L'utilisation exclusive de l'information contenue dans les données, la recherche d'un optimum quantitatif (car pouvant s'exprimer par un nombre) correspondant à l'arbre le plus court (critère de parcimonie), ainsi que la « réfutabilité » d'un résultat ancien par l'introduction de nouvelles données confèrent un aspect hautement scientifique à l'analyse cladistique. Il est certain que l'étude en amont de l'analyse cladistique, la recherche des schémas chétotaxiques, ou l'étape en aval, la présentation d'un scénario évolutif, ne peuvent prétendre à une même valeur scientifique (encore que concernant l'analyse chétotaxique de grands espoirs soient permis) ; mais bien évidemment ce n'est pas pour autant qu'il faille les dénigrer.

Enfin, nous pouvons remarquer que si nous appliquions la relation d'homologie non pas à la seule première étape (la recherche des schémas chétotaxiques) mais aussi à la deuxième étape (l'étude phylétique), alors nous retrouverions sans difficulté le point de vue de PATTERSON. D'ailleurs l'idée de cet auteur de limiter l'homologie à la synapomorphie, si elle ne semble pas adaptée à l'étude de l'évolution des Collemboles à l'aide de leur chétotaxie, paraît en revanche judicieuse dans l'étude des Vertébrés où les deux premières étapes de recherche que nous avons décrites sont plus imbriquées et les caractères morphologiques sont plus rarement du type présence / absence au niveau de l'observation directe, c'est-à-dire au niveau de l'individu. Finalement, si le concept d'homologie a fait couler autant d'encre, probablement est-ce parce qu'il reflète la pratique réelle, variable dans ces approches mais toujours incontournable, des taxinomistes.

Remerciements

Je tiens à remercier très vivement M. P. Tassy, spécialiste français de la cladistique, pour ses critiques et ses remarques très minutieuses sur mon manuscrit. J'adresse aussi mes remerciements à MM. J. C. Beetschen et C. Boutin pour les conseils qu'ils ont eu l'amabilité de me prodiguer.

Laboratoire de Zoologie, Ecobiologie des Arthropodes édaphiques,
Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne
F-31062 Toulouse Cedex, FRANCE.

RÉFÉRENCES

BETSCH, J. M., THIBAUD, J. M. & NAJT, J. (1990).- Progrès récents apportés dans la taxinomie des Insectes Collemboles en particulier par l'analyse des homologies morphologiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **115** (2), 165-180.

BETSCH, J. M. & WALLER, A. (1989).- L'armement en trichobothries des Collemboles Symphypléones: recherche de schémas chétotaxiques. *Proc. 3th Intern. Sem. Apterygota*, Siena, R. DALLAI Ed., 15-31.

CAMPOS-ORTEGA, J. A. (1988).- Cellular interactions during early neurogenesis of *Drosophila melanogaster*. *Trends Neurosci.*, **11** (9), 400-405

DEHARVENG, L. (1983).- Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae en particulier de la lignée néanurienne. *Trav. Lab. Ecobiol. Arthr. édaph., Toulouse*, **4** (2): 1-63.

DE PINNA, M. C. C. (1991).- Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, **7**, 367-394.

DOE, C. Q. & GOODMAN, C. S. (1985).- Early events in insect neurogenesis. II. Role of cell interactions and cell lineage in the determination of neural precursor cells. *Dev. Biol.*, **111**, 206-219.

D'UDEKEM-GEVERS, M. (1990).- L'analyse cladistique : problèmes et solutions heuristiques informatisées. Société française de Systématique, Biosystema 4.

D'UDEKEM-GEVERS, M. & BARRETO, J. (1989).- Un modèle formel du problème de l'inférence des cladogrammes. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Sér. III, **309**, 557-561.

FITCH, W. M. (1970).- Distinguishing homologous from analogous proteins. *Syst. Zool.*, **19**, 99-113.

GHYSEN, A. & DAMBLY-CHAUDIERE, C. (1989).- Genesis of the *Drosophila* peripheral nervous system. *Trends Genet.*, **5** (8), 251-255.

GOLDMAN, N. (1988).- Methods for discrete coding of morphological characters for numerical analysis. *Cladistics*, **4** (1), 59-71.

GRANDJEAN, F. (1939).- La répartition asymétrique des organes aléatoires. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **208**, 861-864.

GRANDJEAN, F. (1948).- Sur les écarts dans un clone de *Platynothrus peltifer* (Acarien). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **227**, 638-661.

GRANDJEAN, F. (1949).- Au sujet des variations individuelles et des polygones de fréquence. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **229**, 801-804.

GRANDJEAN, F. (1952).- Sur les variations individuelles. Vertitions (écarts) et anomalies. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **235**, 640-643.

GRANDJEAN, F. (1971).- Caractères anormaux et vertitionnels rencontrés dans les clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Première partie. *Acarologia*, **13** (1), 209-237.

GRANDJEAN, F. (1972).- Caractères anormaux et vertitionnels rencontrés dans les clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Chapitres I à VI de la deuxième partie. *Acarologia*, **14** (3), 454-478.

GRANDJEAN, F. (1973).- Caractères anormaux et vertitionnels rencontrés dans les clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Chapitres VII à XIII de la deuxième partie. *Acarologia*, **15** (4), 759-780.

HEITZLER, P. & SIMPSON, P. (1991).- The choice of cell fate in the epidermis of *Drosophila*. *Cell*, **64**, 1083-1092.

HELD, L. I., Jr. (1990).- Arrangement of bristles as a function of bristle number on a leg segment in *Drosophila melanogaster*. *Roux' s Arch. Dev. Biol.*, **199**, 48-62.

HENNIG, W. (1966).- Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana.

HUNTER, I. J. (1964).- Paralogy, a concept complementary to homology and analogy. *Nature*, **204**, 604.

INGLIS, W. G. (1966).- The observational basis of homology. *Syst. Zool.* **15**, 219-228.

KAPLAN, D. R. (1984).- The concept of homology and its central role in the elucidation of plant systematic relationships. *In* : Cladistics : Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History. T. DUNCAN & T. STUESSY Ed., Columbia University Press, New York, 51-70.

NAYROLLES, P. (1988).- Chétotaxie tibiotarsale des Collemboles Symphypléones. *Trav. Lab. Ecobiol. Arthr. édaph. Toulouse*, **5** (4), 1-19.

NAYROLLES, P. (1990).- Chétotaxie furcale des Collemboles Symphypléones. *Trav. Lab. Ecobiol. Arthr. édaph. Toulouse*, **6** (2), 27-50.

NAYROLLES, P. (1991).- Contribution à l'étude ontophylogénétique et écologique des Collemboles Symphypléones épigés. Thèse de l'Université P. Sabatier, Toulouse.

NAYROLLES, P. & BETSCH, J. M. (1993).- Pour une théorie de la description chétotaxique chez les Collemboles. *Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.)*, **29** (1) : 5-15.

NELSON, G. J. (1978).- Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law. *Syst. Zool.*, 27, 324-345.

OWEN, R. (1848).- Report on the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. *Reports 16th Meeting, Britsh Assoc. Adv. Sci.*, 169-340.

PATTERSON, C. (1982).- Morphological characters and homology. *In* : Problems of Phylogenetic Reconstruction. K. A. JOSEY & A. E. FRIDAY Ed., Academic Press, London, 21-74.

PATTERSON, C. (1988).- Homology in classical and molecular biology. *Mol. Biol. Evol.*, **5** (6), 603-625.

POPPER, K. R. (1935).- Logik der Forschung. Juluis Spinger, Vienne. Trad. française : « La logique de la découverte scientifique », Préf. de J. MONOD, Bibliothèque scientifique Payot, Paris (1973).

RIEPPEL, O. (1992).- Homology and logical fallacy. *J. evol. Biol.*, **5**, 701-715.

ROTH, V. L. (1988).- The biological basis of homology. *In* : Ontogeny and Systematics. HUMPHRIES Ed., Columbia University Press, New York, 1-26.

ROTH, V. L. (1991).- Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved. *J. evol. Biol.*, **4**, 167-194.

SIGNORET, J. & LEFRESNE, J. (1969).- Description et interprétation d'une nouvelle mutation « microphtalmie aléatoire » chez l'Axolotl (*Ambystoma mexicanum* Shaw.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Sér. D, **269** (4), 507-509.

SIMPSON, P. (1990).- Lateral inhibition and the development of the sensory bristles of the adult peripheral nervous system of *Drosophila*. *Development*, **109**, 509-519.

STERN, C. (1954).- Two or three bristles. *Am. Scient.*, **42**, 213-247.

TABERLY, G. (1958).- La cytologie de la parthénogenèse chez *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acarien, Oribate). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **247**, 1655-1657.

TASSY, P. (1991).- L'arbre à remonter le temps. BOURGOIS Ed., France.

WIGGLESWORTH, V. B. (1940).- Local and general factors in the development of « pattern » in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. Exp. Biol.*, **17**, 180-200.

WILEY, E. O. (1981).- Phylogenetics : the theory and practice of phylogenetic systematics. WILEY Ed., New York.

(reçu le 08/02/93 ; accepté le 02/07/93)